Vestnik zoologii, **40**(4): 297—310, 2006

УДК 594.38(282.247.34)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ КРЫМСКОГО РОДА *MENTISSA* (GASTROPODA, PULMONATA, CLAUSILIIDAE)

А. А. Байдашников

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 7 февраля 2006

Изменчивость наземных моллюсков крымского рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). Байдашников А. А. — Проанализированы внутри- и межвидовая изменчивость количества оборотов, высоты, формы и скульптуры поверхности раковины среди *M. gracilicosta* (Rossmässler, 1836), *M. canalifera* (Rossmässler, 1836) и *M. velutina* (Baidashnikov, 1990). Установлено, что территориальный фактор (вертикальная зональность или распространение внутривидовых форм на территории Горного Крыма) влияет преимущественно на изменчивость количества ребер в 1 мм, а биотопический (спектр субстратов и биотопов) — на изменчивость остальных параметров. Раковина петробионта *M. gracilicosta* варьирует больше, чем петроксена *M. canalifera.* Межвидовые отличия в изменчивости параметров, скульптуры и окраски поверхности раковины связаны с распределением видов рода *Mentissa* H. et A. Adams, 1858 по разным субстратам и биотопам. Внутривидовые формы *M. gracilicosta,* отличающиеся лишь скульптурой поверхности раковины либо только ее окраской, оказываются недостаточно выраженными подвидами.

Ключевые слова: Clausiliidae, параметры раковины, влияние факторов, Горный Крым.

The Variability of the Land Snails from Crimean Genus *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). Baidashnikov A. A. — The intra- and interspecific variability of shell (amount of shell whorl, shell height, shell form) and it sculpture surface (the rib amount per 1 mm of the next to last whorl and rib amount per 1 mm one of top whorl) were analyzed among *M. gracilicosta* (Rossmässler, 1836), *M. canalifera* (Rossmässler, 1836) and *M. velutina* (Baidashnikov, 1990). Territorial factor (vertical zoning or distribution of the intraspecific forms on the territory of Crimea Mountains) is mainly responsible for changes of rib number per 1 mm. The biotopic factor (spectrum of main substrates and biotopes) is influences on other parameters. The shell of *M. gracilicosta* is more variability than *M. canalifera.* The interspecific differences of shell parameters and surface (sculpture and colouring) are connected with distribution of the species of genus *Mentissa* H. et A. Adams, 1858 on different substrates and biotopes. The intraspecific formes of *M. gracilicosta* are differ only by sculpture of shell surface or only by its colouring. These characters are insufficient for differentiation of the subspecies.

Key words: Clausiliidae, parameters of shell, factor influence, Crimea Mountains.

Введение

Эндемичный для Горного Крыма род *Mentissa* H. et A. Adams, 1858 с описанием новых подвидовых и видовых форм ранее уже рассматривался автором (Байдашников, 1990 а, б). Однако последующее изучение внутривидовой изменчивости биометрическим методом среди других представителей Clausiliidae и ее сравнение с таковой видов рода *Mentissa* вызвали сомнения в подвидах *M. gracilicosta,* выделенных по качественным признакам раковины (Байдашников, 1990 б). К сожалению, дополнительный материал по роду *Mentissa* и его биометрический анализ стали доступными после выхода ранних публикаций автора. Подвиды *M. gracilicosta* (Байдашников, 1990 б), упоминаемые также другими авторами (Egorov, 2002), частично отражают картину изменчивости данного вида, известную к настоящему времени. Поэтому необходимость обновления сведений побудила вернуться к обсуждению изменчивости *M. gracilicosta* совместно с таковой родственных видов, но с использованием более обширного материала и иной методики изучения вариабельности, чем в ранних публикациях автора.

Материал и методы

Материал по видам *M. gracilicosta, M. canalifera* и *M. velutina,* насчитывающий несколько тысяч особей, собран автором в 1987—1989 и 2002 гг. Пункты его сбора указаны на рисунке 1, а количество

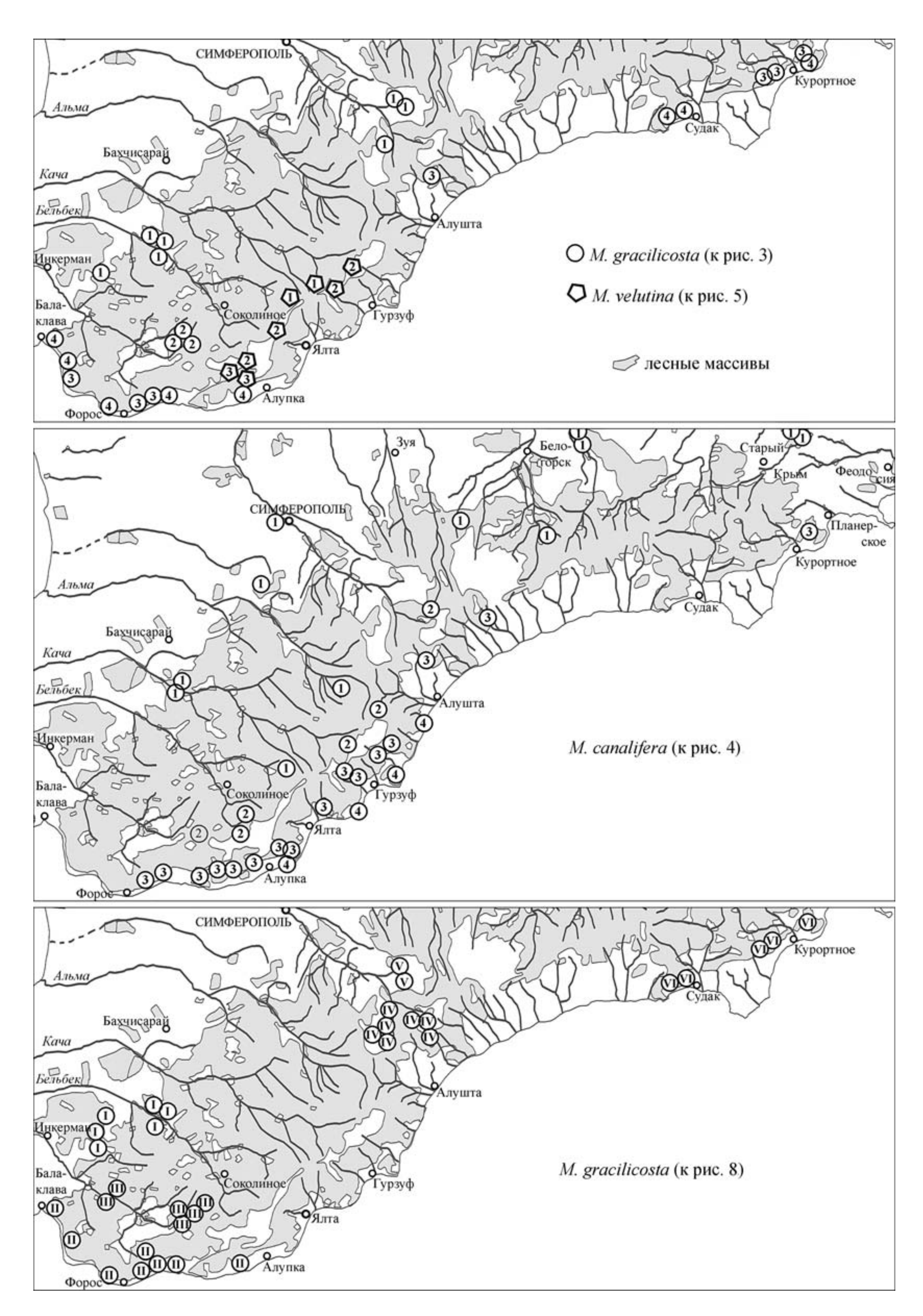


Рис. 1. Пункты сбора используемого материала. Цифры (1—4, I—VI) обозначают градации территориального фактора (см. рис. 3—5, 8).

Fig. 1. The collecting localities of analysed material. The numbers (1—4, I—VI) indicate gradations of the territorial factor (figs 3—5, 8).

промеренных особей (N) и параметры раковины по каждому виду – на рисунках 3—5 и 8. Среди этих параметров высота (мм) отражает размер, а величина высота/ширина (В/ШР) – форму раковины (большая величина этого отношения выражает более узковеретеновидную форму, меньшая – более широковеретеновидную). Ширина здесь представляет таковую самого широкого предпоследнего оборота, как и ширину раковины (именно в случае Clausiliidae). Промеры количества оборотов, высоты и ширины раковины являются общепринятыми (Лихарев, 1962; Шилейко, 1984) и оттого здесь не рассматриваются. Остракальные ребра, образующие скульптуру на внешней поверхности оборотов, невозможно промерить вдоль всей раковины у множества особей. Поэтому изменчивость ребер предлагается анализировать определением их количества в единице линейной величины последних оборотов (Nordsieck, 1993), а в данной работе обсуждается в 1 мм предпоследнего оборота (как самого широкого на раковине Clausiliidae) и одного верхнего (рис. 2, A—C). Если положение верхнего оборота определять порядковым номером от вершины, то оно смещается вдоль раковины особей с отличающимся количеством оборотов (рис. 6, A). Поэтому положение верхнего оборота устанавливается над серединой высоты у той части завитка раковины, под которой находится предпоследний оборот. При этом верхний оборот располагается почти одинаково вдоль завитка раковины среди промеренных особей как с минимальным (рис. 2, B), так и с максимальным (рис. 2, C) количеством оборотов.

Изменчивость формы раковины, упрощенно выраженная величиной В/ШР, дополняется с помощью поперечного и продольного промера каждого оборота – ширины и междушовного промежутка (рис. 2, A). Эти промеры, охватывая множество оборотов завитка, позволяют анализировать изменение даже отдельных участков раковины. Междушовный промежуток не требует объяснений и не соответствует высоте оборота. Дело в том, что общепринятый промер высоты последнего оборота раковины (Шилейко, 1984) охватывает высоту устья и расположенный над ним междушовный промежуток возле условного рубежа последнего и предпоследнего оборотов (условность рубежа обусловлена непрерывностью оборотов). Поэтому высота других оборотов, образующих завиток раковины, должна состоять как бы из суммы двух междушовных промежутков, первый из которых приходится на условный рубеж между предыдущим и измеряемым оборотами, а второй – между измеряемым и последующим оборотами. Поперечный промер, перпендикулярный высоте последнего оборота, представляет большой диаметр (Шилейко, 1984). Высота и диаметр отражают особенности последнего оборота (прежде всего из-за наличия у него устья), но есть отдельные затруднения для их измерения на оборотах завитка раковины, которые исчезают при промерах ширины и междушовного промежутка оборотов, применяемых в данной работе (рис. 2, A).

Данные промеров раковины и ее оборотов обрабатывали с помощью дисперсионного, корреляционного и дискриминантного анализов в компьютерной программе Statistica. Результаты

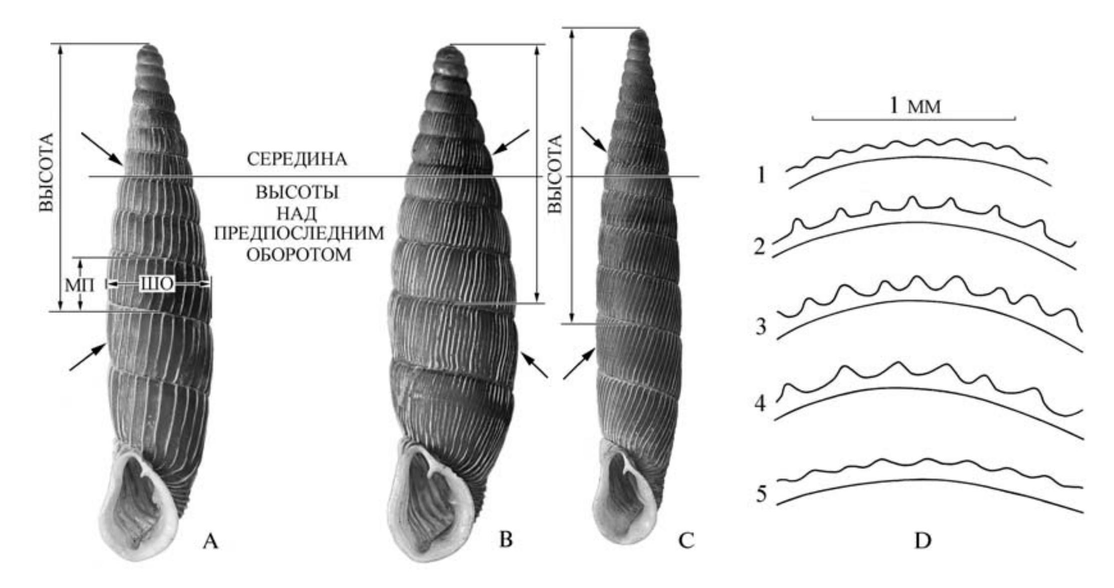


Рис. 2. A—C: обороты завитка (указаны крупными стрелками), где промерялось количество ребер в 1 мм. Положение верхнего оборота определяет его размещение над серединой высоты у той части раковины, под которой находится предпоследний оборот. A – промеры одного из оборотов: ШО – ширина оборота; МП – междушовный промежуток. D – контур поперечного среза стенки предпоследнего оборота раковины *Mentissa gracilicosta*: 1, 5 – слаборазвитые ребра; 2—4 – сильноразвитые ребра.

Fig. 2. A—C: the whorls of spire (the large arrows showed) with measurements of the rib number per 1 mm. Upper whorl is positioned above the half height of that part of the shell above penultimate whorl. A – the measurements of one whorl: ШО – whorl width; МП – inter-suture interval. D – the transverse section of next to last whorl: 1, 5 – weakly developed ribs; 2—4 – highly developed ribs.

дисперсионного анализа (рис. 3—5, 8) представлены критерием Фишера (F), уровнем значимости (p) и силой влияния фактора по Снедекору − η^2 (%) (Лакин, 1990). Материал, используемый в дисперсионном комплексе каждого вида, дифференцирован по основному спектру субстратов и биотопов (биотопический фактор) и территории Горного Крыма (территориальный фактор). Материал в градациях территориального фактора собран среди растительного покрова (рис. 3—5), отражающего вертикальную зональность Горного Крыма (Андриенко и др., 1985)[1], либо на территории распространения ревизуемых подвидов (рис. 8). Независимость этих двух факторов позволяет обсуждать изменчивость *M. gracilicosta* и *M. canalifera* по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (рис. 3—4, 8). Менее широко распространенный вид *M. velutina* обнаружен в разных биотопах на территории Крыма (здесь биотопическая дифференциация совпадает с территориальной). Поэтому дисперсионный комплекс *M. velutina* является лишь однофакторным (рис. 5). Результаты дисперсионного и корреляционного анализов по параметру В/ШР представлены логарифмической величиной, однако диаграммы на рисунках 3—5 и 8 построены не в логарифмическом масштабе В/ШР для легкости восприятия соотношения высоты и ширины раковины. Степень связи между параметрами отражает парный коэффициент корреляции (r) и коэффициент частной корреляции (R). Первый из них (r) рассчитан по промерам раковины и количеству особей, исходным для дисперсионного компекса каждого вида (рис. 3—5). Их количество во втором коэффициенте (R − рис. 6—7) составляет часть особей тех же дисперсионных комплексов (рис. 3—5). Частная корреляция количества оборотов с их шириной и междушовным промежутком (рис. 6 B, 6) устраняет влияние размера раковины промеренных особей на коэффициент данной корреляции. Связь площади внешней поверхности оборотов с количеством оборотов раковины отражает коэффициент частной корреляции между ними при постоянной площади всего оборота (рис. 6, C), т. е. суммы площадей внешней и внутренней (перекрываемой) поверхности каждого оборота завитка. Расчет этих площадей и необходимые для этого промеры оборотов описаны в одной из предыдущих работ (Байдашников, 2003 б).

Результаты и обсуждение

Значительная корреляция между количеством оборотов и высотой раковины ($r = 0{,}76$—$0{,}88$, $p < 0{,}05$) связана с почти согласованным изменением их величины, большей в лесных биотопах и меньшей на редколесье или безлесье у каждого вида (рис. 3—5). Величина В/ШР, увеличивающаяся по мере сужения и уменьшающаяся при расширении веретеновидной формы раковины, почти так же коррелирует ($r = 0{,}69$—$0{,}80$, $p < 0{,}05$) с каждым из двух предыдущих параметров и аналогично отличается в тех же биотопах (рис. 3—5). Более сложная и тесная связь между изменением формы раковины и количеством оборотов, независимым от размера (высоты) раковины, вытекает из отрицательного коэффициента частной корреляции. Во-первых, форма завитка (рис. 6, A) расширяется путем увеличения междушовного промежутка и ширины оборотов при убывающем количестве оборотов раковины и сужается за счет уменьшения тех же двух параметров при возрастающем количестве оборотов (рис. 6, B). Во-вторых, ширина верхних оборотов, больше изменяющаяся по сравнению с междушовным промежутком (рис. 6, B), образует узко коническую верхнюю часть завитка (со слегка вогнутым к оси раковины контуром), необходимую для минимальной массивности этой части в процессе управления раковиной с помощью лопасти клаузилия. Дело в том, что длина и ширина лопасти тоже зависят как от количества оборотов раковины, так и от междушовного промежутка и ширины оборотов (Байдашников, 2003 а). Поэтому большая лопасть клаузилия соответствует более широким верхним оборотам, а меньшая лопасть − более узким. Ширина оборотов, значительнее изменяющаяся по сравнению с междушовным промежутком (рис. 6, B), обусловливает также площадь внешней поверхности верхних оборотов, уменьшающуюся при убывающем количестве оборотов раковины и увеличивающуюся при возрастающем количестве оборотов (рис. 6, C)[2]. Корреляция их количества с площадью внешней поверхности оборотов анализировалась только у *M. gracilicosta*. Однако раковина *M. canalifera* и *M. velutina* обнаруживает такую же тесную связь количества оборотов с их шириной и меж-

[1] В градациях территориального фактора (рис. 3, 4) выпадает лишь пояс предгорных дубовых лесов на северных склонах Крымских гор (Андриенко и др., 1985), где виды рода *Mentissa* не встречаются.

[2] Площадь внешней поверхности верхних оборотов, хотя и увеличивается по мере более многооборотной раковины, но остается меньшей, чем нижних оборотов (Байдашников, 2003 б).

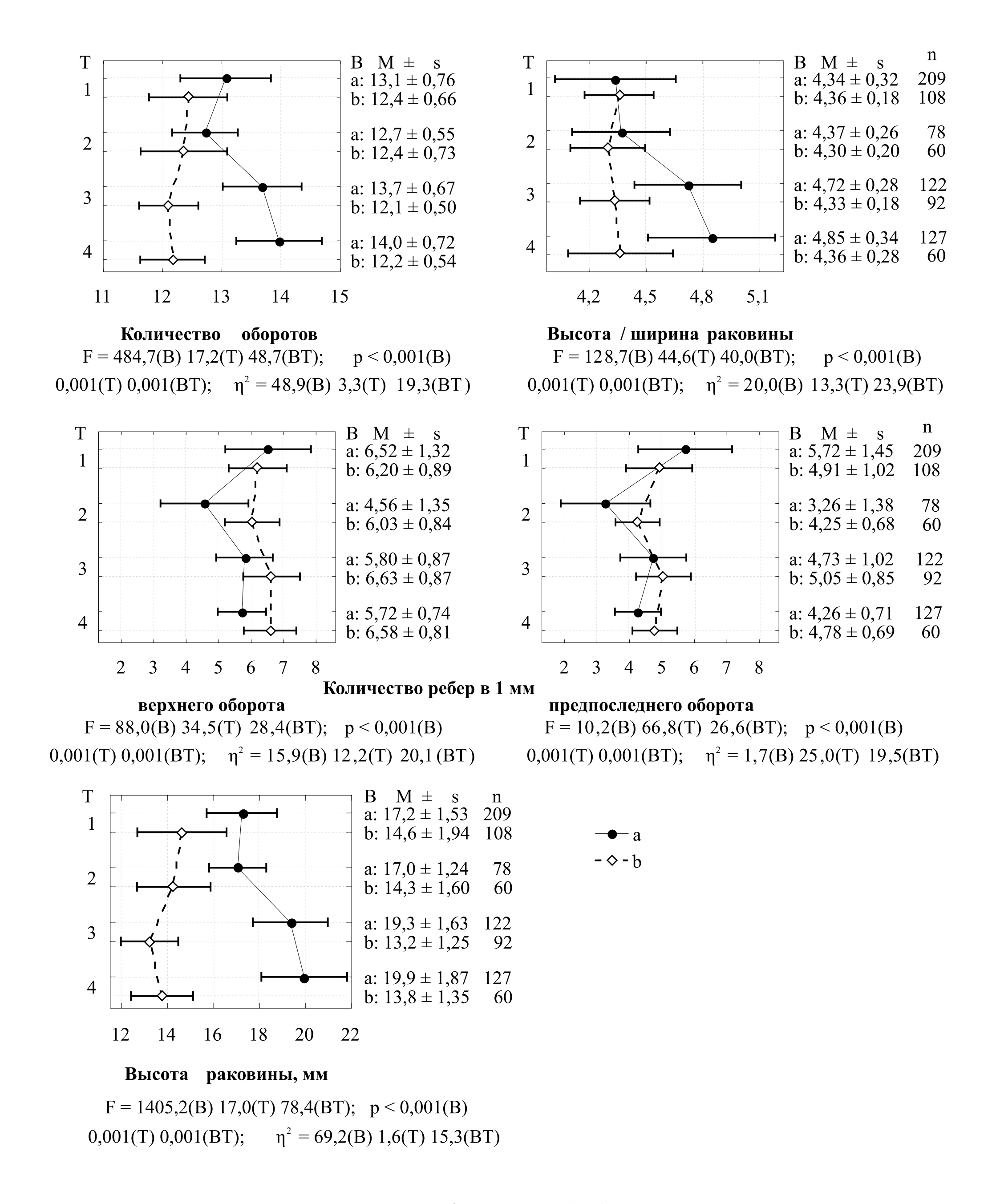


Рис. 3. Параметры раковины (M – средняя, ± s – среднее квадратическое отклонение) и результаты двухфакторного дисперсионного анализа. T – градации территориального фактора: 1 – пояс дубовых лесов на северных склонах Крымских гор; 2 – пояс буковых и грабовых лесов на северных склонах гор; 3 – пояс сосновых и дубовых лесов на южных склонах гор; 4 – пояс приморской растительности южного побережья. B – градации биотопического фактора: a – лес, скалы; b – безлесье, скалы. N – количество промеренных особей в дисперсионном комплексе, n – количество промеренных особей в градациях фактора.

Fig. 3. The shell parameters (M – mean, ± s – Standart Deviation) and the results of two-way ANOVA. T – the gradations of territorial factor: 1 – zone of oak forest on north slopes of Crimea Mountains; 2 – zone of hornbeam-beech woods on north slopes; 3 – zone of piny and oak forest on southern slopes of Crimea Mountains; 4 – zone of vegetation on south coast of Crimea. B – the gradations of biotope factor: a – the rocks present, wood; b – the rocks present, forest absent. N – the amount of measured specimens in complex of ANOVA, n – the amount of measured specimens in gradations.

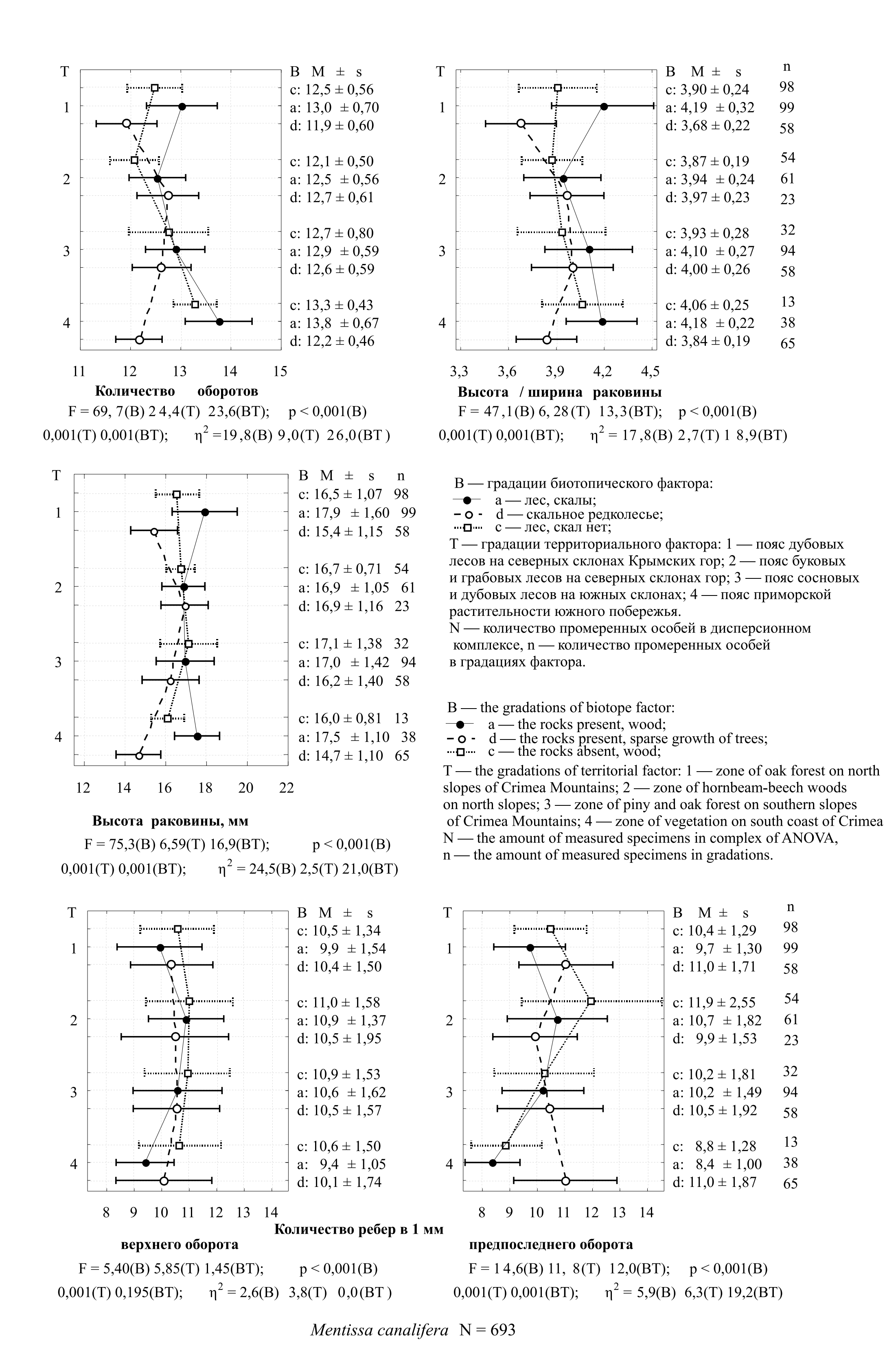


Рис. 4. Параметры раковины и результаты двухфакторного дисперсионного анализа.
Fig. 4. The shell parameters and the results of two-way ANOVA.

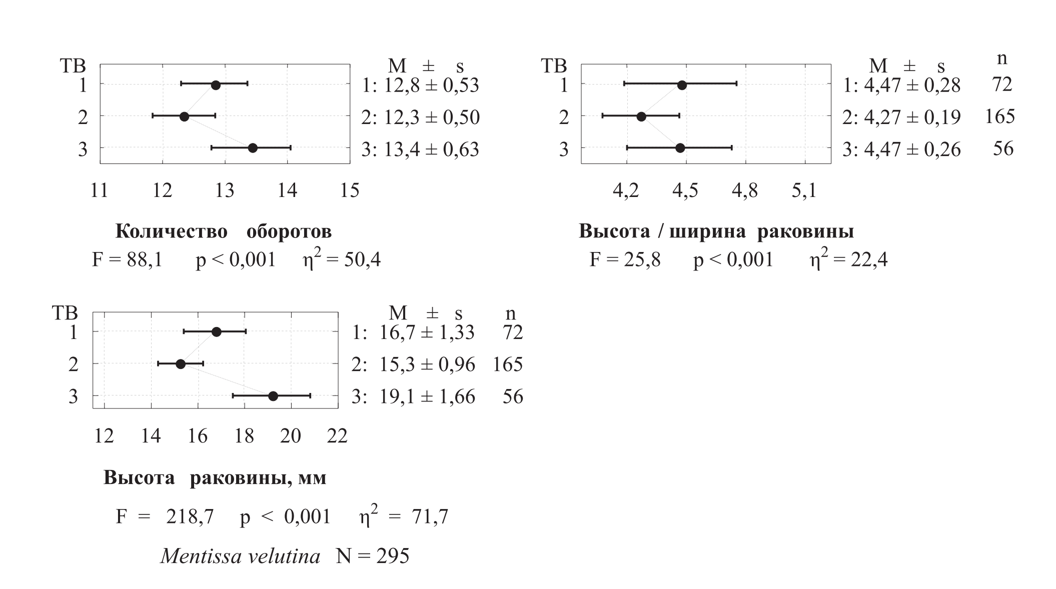


Рис. 5. Параметры раковины и результаты однофакторного дисперсионного анализа. ТВ — градации территориально-биотопического фактора: 1 — пояс буковых и грабовых лесов на северных склонах гор, скальное редколесье; 2 — пояс луговых степей яйлы, скальное безлесье; 3 — пояс сосновых и дубовых лесов на южных склонах, скальное редколесье. N — количество промеренных особей в дисперсионном комплексе, n — количество промеренных особей в градациях фактора.

Fig. 5. The shell parameters and the results of one-way ANOVA. TB — the gradations of territorial-biotope factor: 1 — zone of hornbeam-beech woods on north slopes of Crimea Mountains; rock present; sparse growth of trees. 2 — mountain pasture (yaila); rock steppe; 3 — zone of piny and oak forest on southern slopes; rock present; sparse growth of trees. N — the amount of measured specimens in complex of ANOVA, n — the amount of measured specimens in gradations.

душовным промежутком (рис. 7), как и *M. gracilicosta* (рис. 6, B). Поэтому корреляция с площадью внешней поверхности оборотов, проанализированная у *M. gracilicosta* (рис. 6, C), должна быть аналогичной также у *M. canalifera* и *M. velutina*.

Следовательно, корреляционный анализ показывает наличие тесной связи между изменением параметров раковины и ее оборотов. Чем меньше площадь внешней поверхности в верхней части раковины (вслед за расширением формы при убывании количества ее оборотов), тем более приспособлены наземные моллюски разных семейств к обитанию на безлесье (Байдашников, 2003 б). Поэтому количество оборотов и величина В/ШР, большие у раковин, обитающих в лесах и меньшие — на редколесье или безлесье (рис. 3—5), отражают внутривидовые приспособления представителей рода *Mentissa* к биотопическим изменениям.

Результаты дисперсионного анализа показывают преимущественное влияние биотопического фактора (B) по сравнению с территориальным (T) на изменчивость части параметров, особенно, раковины *M. gracilicosta* по сравнению с *M. canalifera* (рис. 3, 4). Эти виды отличаются также приуроченностью к разным субстратам. Так, *M. gracilicosta* перемещается только по скальным субстратам (от лесов до безлесья), а *M. canalifera* — по древесным субстратам, лимитирующим распространение второго вида за пределами леса не далее редколесья[3]. Однако приуроченность к древесным субстратам не ограничивает распространение петроксена *M. canalifera* по нескальным биотопам леса, непригодным для петробиота *M. gracilicosta*. Поэтому распределение по разным субстратам обусловливает отличающийся биотопический спектр этих двух видов (рис. 3, 4). *M. velutina* является тоже петробионтом, но биотопически и территориально более ограниченным в Горном Крыму по сранению с *M. gracilicosta*.

[3] Обнаружения рассматриваемых видов трудно найти в биотопах с близкой степенью редколесья. Поэтому особи *M. gracilicosta* из редколесья не анализируются (рис. 3, 8), в отличие от *M. canalifera* (рис. 4), для которых скальное редколесье является предельным в биотопическом спектре.

Рассматриваемые виды (как и другие Clausiliidae) вследствие наличия многооборотной раковины с хорошо выраженной веретеновидной формой приспособленны к перемещению по вертикальным поверхностям субстратов или близ-

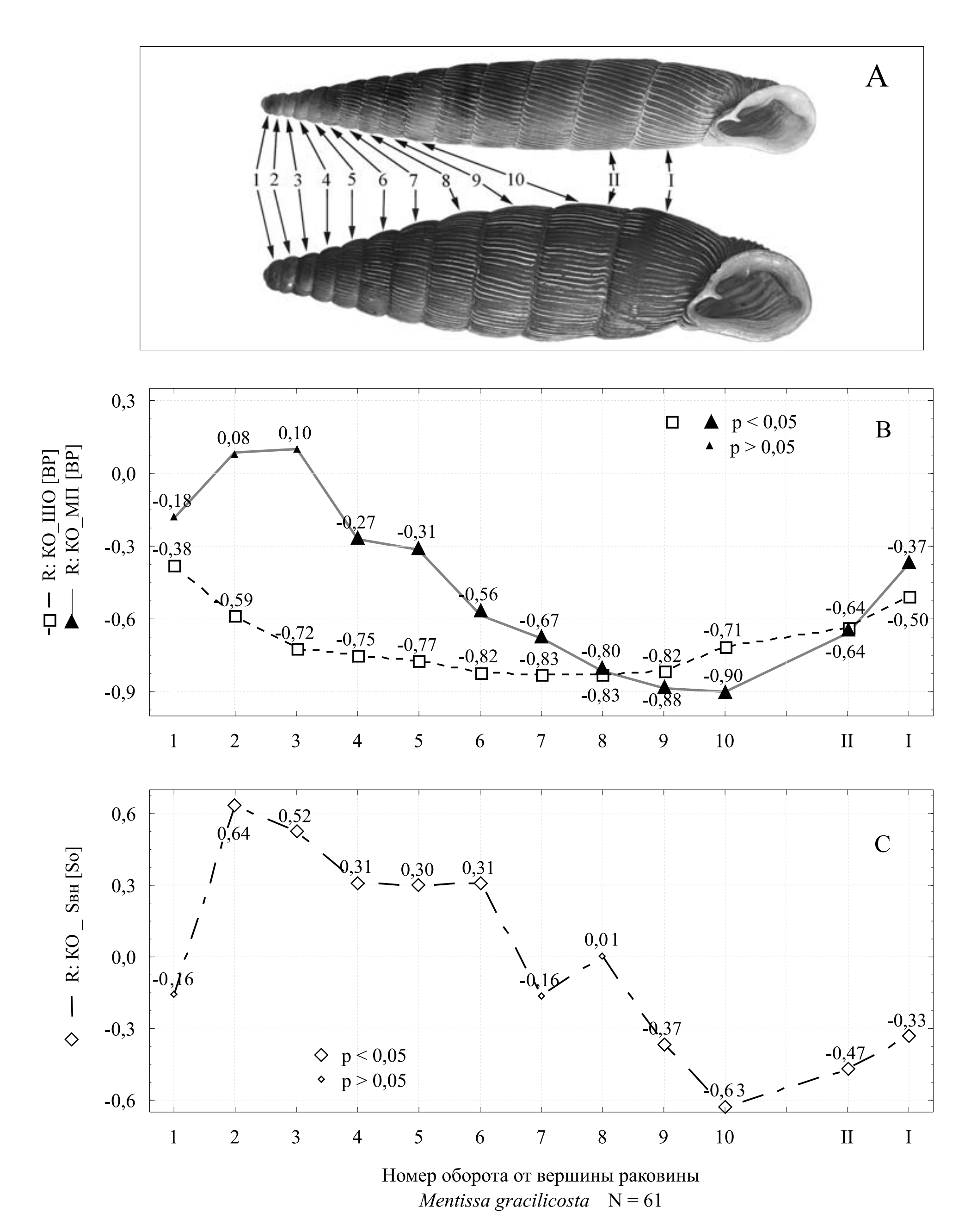


Рис. 6. А — раковина, многооборотная и узковеретеновидная на лесных скалах (сверху) и малооборотная и широковеретеновидная в скальном безлесье (снизу). В — изменение коэффициента частной корреляции (R) количества оборотов раковины (КО) с междушовным промежутком (МП) и шириной оборотов (ШО) при постоянной высоте раковины [ВР]. С — изменение коэффициента частной корреляции между количеством оборотов раковины (КО) и площадью внешней поверхности оборотов (Sвн) при постоянной площади всего оборота [So].

Fig. 6. A — the shell from forest rock (upper) and woodless rock (under). B — partial correlation (R) of whorl amount (KO) with inter-suture interval (МП) and whorl width (ШО) by constant of shell height [BP]. C — partial correlation (R) of whorl amount (KO) with whorl area of outer surface (Sвн) by constant area of all whorl [So].

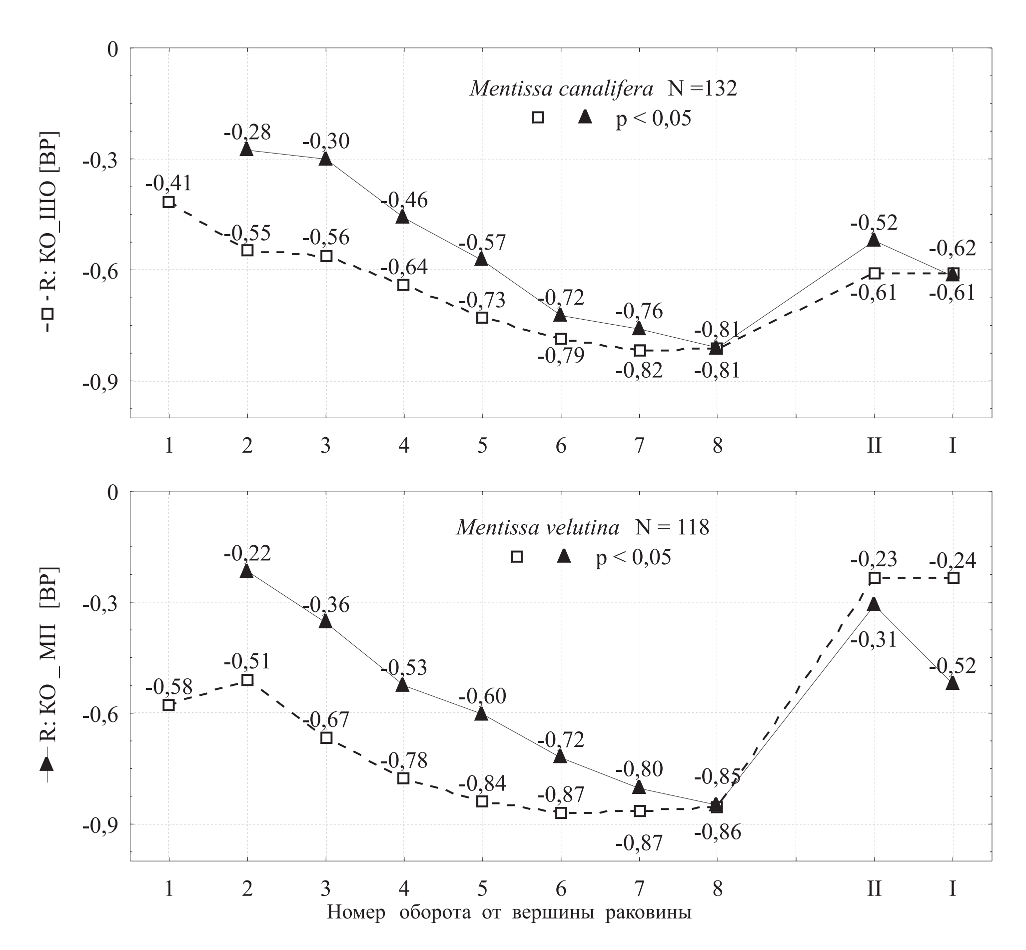


Рис. 7. Изменение коэффициента частной корреляции (R) количества оборотов раковины (КО) с междушовным промежутком (МП) и шириной оборотов (ШО) при постоянной высоте раковины [ВР].

Fig. 7. Partial correlation (R) of whorl amount (КО) with inter-suture interval (МП) and whorl width (ШО) by constant of shell height [ВР].

ким к таковым (под углом 70—110° с оптимальным при 90°) и с трудом передвигаются по горизонтали (Лихарев, 1962; Байдашников, 2003 а). Поэтому множество вертикальных поверхностей (или близких к таковым) в скальных биотопах леса способствует селективному преимуществу особей с большим количеством оборотов и отношением В/ШР, чем в лесных биотопах с преобладанием горизонтальных площадей нескального рельефа, более пригодных для особей с меньшей величиной тех же параметров раковины. Петроксен *M. canalifera* перемещается по скальным породам только при поиске вертикальных поверхностей древостоя и поваленных деревьев. Поэтому меньшая величина таких параметров, как количество оборотов и В/ШР, в скальных биотопах леса у петроксена *M. canalifera* по сравнению с петробионтами *M. gracilicosta* и *M. velutina* (рис. 3—5) связана с видовыми особенностями субстратов и биотопов.

Редколесье и безлесье, несмотря на множество вертикальных или близких к ним поверхностей скальных пород, ограничивает рост количества оборотов и размеров раковины, вследствие менее продолжительной здесь активности видов, чем в лесу. Дело в том, что виды максимально активизируются при умеренной температуре (17—18°С) и высокой влажности воздуха (свыше 90%), гораздо менее стабильной на редколесье и особенно безлесье, чем в лесу. Однако малое количество оборотов раковины, обусловливающее более широкую ее форму с меньшей площадью внешней поверхности верхних оборотов, является отмечен-

ным выше приспособлением видов к редколесью или безлесью. Это приспособление здесь дополняет минимальный размер (высоты) раковины (рис. 3—5), который позволяет особям рассматриваемых видов эффективно проникать в узкие и глубокие полости среди камней как самые надежные убежища от инсоляции и засухи на редколесье или безлесье[4]. Поэтому большая изменчивость количества оборотов и размера (высоты) раковины под влиянием биотопического фактора у петробионта *M. gracilicosta* по сравнению с петроксеном *M. canalifera* (рис. 3, 4) связана с приспособлением к скальным субстратам и биотопам.

Древостой, укореняясь по мере накопления почвы между монолитными скальными породами, чаще является разреженным и с несомкнутым пологом. Поэтому более изменчивые параметры раковины необходимы петробионту, а не петроксену. Особи с самой малооборотной, мелкой и широковеретеновидной раковиной у петробионта *M. gracilicosta* известны из скального безлесья (рис. 3), возникшего не только естественным путем, но также в результате выгоревшего древостоя. На такой гари особи с многооборотной, крупной и узковеретеновидной раковиной могут преобладать лишь после возобновлении древостоя (возможно, через десятки лет). Следовательно, более вариабельные параметры раковины под преимущественным влиянием биотопического фактора (рис. 3) приспосабливают петробионта *M. gracilicosta* также к сукцессии растительности скальных биотопов, а меньшая изменчивость тех же параметров у петроксена *M. canalifera* (рис. 4) − к сукцессии нескальных участков леса.

Остракальные ребра, судя по скупым сведениям об их функциях (Увалиева, 1990; Kemperman, 1992), играют определенную роль в прочности и пассивной терморегуляции раковины Clausiliidae и других наземных моллюсков. Терморегулирующий эффект может создавать большая поверхность испарения ребристой раковины (по сравнению с неребристой)[5], поскольку влага испаряется через поры раковины и за счет капель воды на ее поверхности. Пассивная терморегуляция с помощью ребер способна предотвращать быстрый нагрев раковины в тени, не исключая ее медленный нагрев. Чем более развиты ребра (т. е. более высокие), тем реже они расположены в 1 мм (рис. 2 D)[6]. Судя по отрицательной корреляции их количества в 1 мм с В/ШР и количеством оборотов раковины *M. gracilicosta* и *M. canalifera* ($r = (—0{,}19) - (—0{,}31)$, $p < 0{,}05$), более развитые и реже расположенные ребра частично связаны с изменением ее строения (от более малооборотной и широкой к более многооборотной и узкой). Эта связь согласуется с меньшим количеством ребер в 1 мм при большей величине других параметров раковины в скальных биотопах леса, чем на безлесье или в редколесье (рис. 3, 4), где раковина является самой малооборотной и широкой. Сильнее развитые и реже расположенные ребра (т. е. их меньшее количество в 1 мм) обеспечивают прочность оборотов, сужающихся с увеличением количества оборотов раковины. Количество ребер в 1 мм слабо коррелирует с другими параметрами, поскольку они играют роль не только в прочности, но и в пассивной терморегуляции раковины. Вторая роль подтверждается положительной корреляцией между количеством выпадающих осадков и количеством ребер вокруг всего предпоследнего оборота раковины Clausiliidae (Szybiak, 1997). Увеличение влажности местообитаний обусловливает менее развитые и чаще расположенные ребра (их большее количество в 1 мм). Роль в пассивной терморегуляции рако-

[4] Необходимость этих убежищ отражает то, что даже петроксен *M. canalifera,* индифферентный к скальным субстратам, отсутствует в редколесьях, лишенных камней.

[5] Ребра, в зависимости от их развития, могут увеличивать поверхность в 1,1—1,3 раза, если судить по отношению длины окружности оборота ребристой раковины к таковой неребристой.

[6] Весьма развитые и часто расположенные ребра могут увеличивать массивность раковины и усложнять проблему ее управления.

вины согласуется с преобладающим влиянием территориального фактора именно на количество ребер в 1 мм (рис. 8), поскольку территория, отмеченная в градациях этого фактора, отличается количеством осадков (в теплый период года) в направлении от северо-восточной части Горного Крыма к юго-западной (Бабиченко и др., 1984). Однако ребра играют роль и в прочности, и пассивной терморегуляции раковины. Поэтому слабое влияние территориального фактора на их количество в 1 мм в иных случаях (рис. 3, 4) связано как с особенностями местообитаний, так и со строением раковины, обусловленным количеством оборотов и величиной В/ШР. Влияние территориального фактора и количество ребер в 1 мм отличаются у петробионта *M. gracilicosta* по сравнению с петроксеном *M. canalifera* (рис. 3, 4), вследствие наличия менее стабильной влажности среди скальных субстратов и биотопов, чем среди древесных субстратов под пологом леса, и преобладания более узкой и многооборотной раковины у первого вида.

Коричневая окраска (реже с красноватым или оливковым оттенком) маскирует раковину петроксена *M. canalifera* среди лиственной подстилки и древесных субстратов. Ребра, гораздо более высокие и реже расположенные на раковине петробионта *M. gracilicosta,* часто отличаются сплошными белыми вершинами, предотвращающими их нагрев. Белые вершины в сочетании с коричневыми межреберными промежутками образуют как бы серый цвет раковины *M. gracilicosta,* который слабо отличается от фона скальных субстратов. Неребристая и темно-коричневая или почти черная раковина *M. velutina* с голубоватым оттенком (цвета спелых ягод черники)[7], хотя и заметна на светлом фоне известняков, но едва различима среди рассеянных темных каверн и трещин этих пород. Отсутствие ребер можно объяснить тем, что *M. velutina* населяет, главным образом, скалы на самых высоких яйлах Крыма (от Айпетринской до Бабуганской) и, местами – прилегающие склоны с редколесьем (Байдашников, 1990 б). Пассивная терморегуляция раковины с помощью ребер была бы неэффективной в самой высокой части Горного Крыма, где выпадает максимальное количество осадков (Бабиченко и др., 1984). Кроме того, окраска раковины *M. velutina* среди скального редколесья и безлесья могла бы способствовать большему нагреву ребристой поверхности, чем неребристой. Темно-коричневая или почти черная раковина с голубоватым либо фиолетовым оттенком наблюдается также у других петробионтов Clausiliidae и иных семейств (например, Chondrinidae). Среди них клаузилииды (например, *Alopia glauca glauca, Clausilia dubia schlechti, Macedonica thasia*) отмечены только в высокогорной местности (около 1000 м и выше) разных регионов (Grossu, 1981; Klemm, 1960; Nordsieck, 1977). Другие представители Clausiliidae, отличающиеся альбинической и неребристой раковиной (например, из рода *Medora*), приурочены к скальному безлесью – от уровня моря до 1000 м и реже на больших высотах (Nordsieck, 1970). Поэтому темно-коричневая или почти черная раковина *M. velutina* с голубоватым оттенком защищает не от прямой инсоляции, а от ультрафиолетового излучения, возрастающего с высотой в горной местности. Особенности поверхности раковины играют главную роль в распределении субстратов и биотопов среди петробионтов *M. gracilicosta* и *M. velutina*. Так, первый из этих двух видов населяет скалы в нижней части гор, а *M. velutina* – в верхней и самой возвышенной части Крыма. Следовательно, межвидовые отличия скульптуры и окраски поверхности раковины в комплексе с более вариабельным количеством оборотов, размером и формой раковины у петробионтов по сравнению с петроксеном способствуют распределению видов крымского рода *Mentissa* по разным субстратам, биотопам и вертикальным зонам.

[7] Однако темно-коричневая или почти черная раковина с голубоватым оттенком наблюдается только у живых особей *M. velutina* (причем при естественном освещении) и становится светлее у коллекционного материала, хранящегося многие годы.

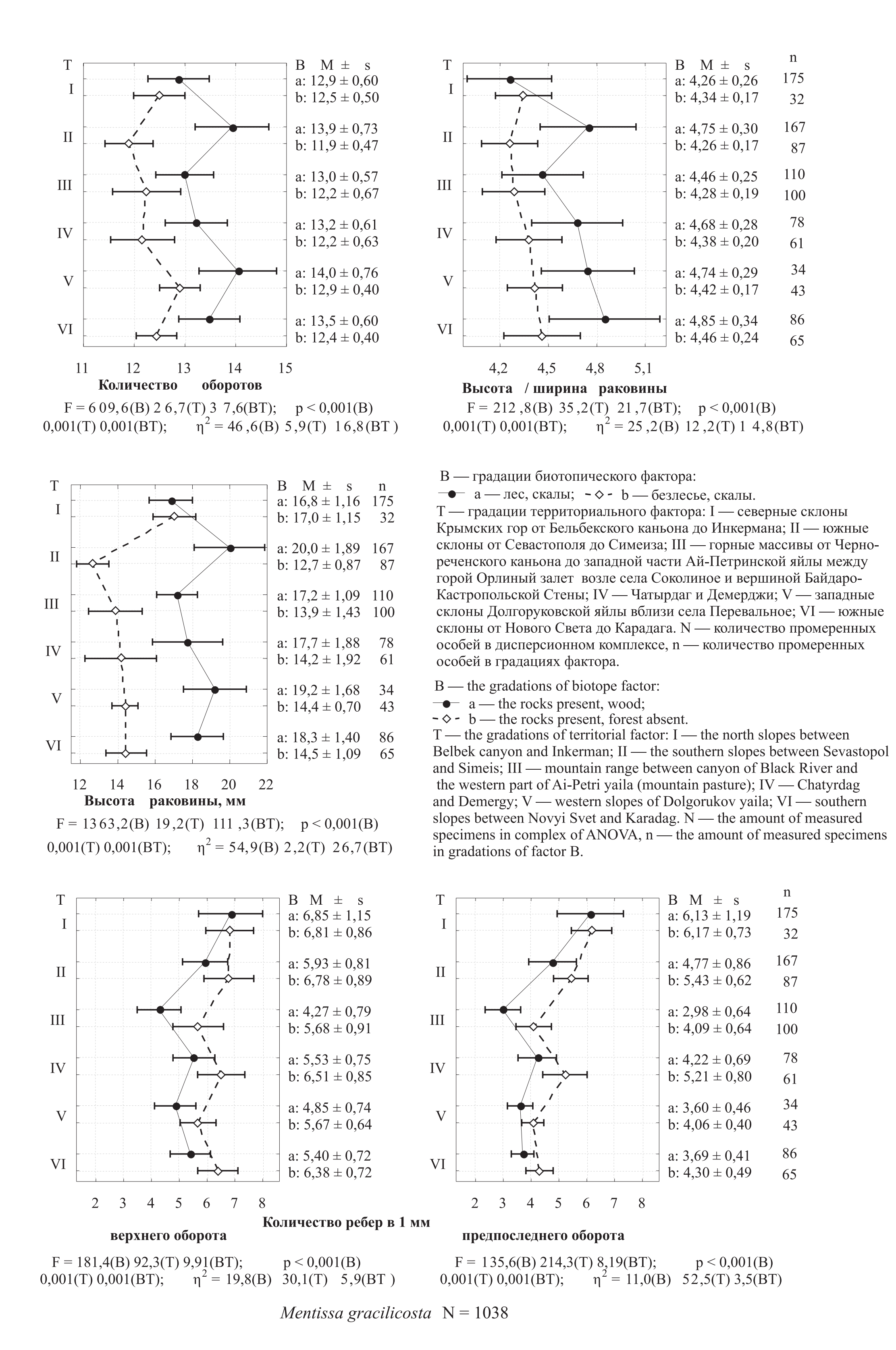
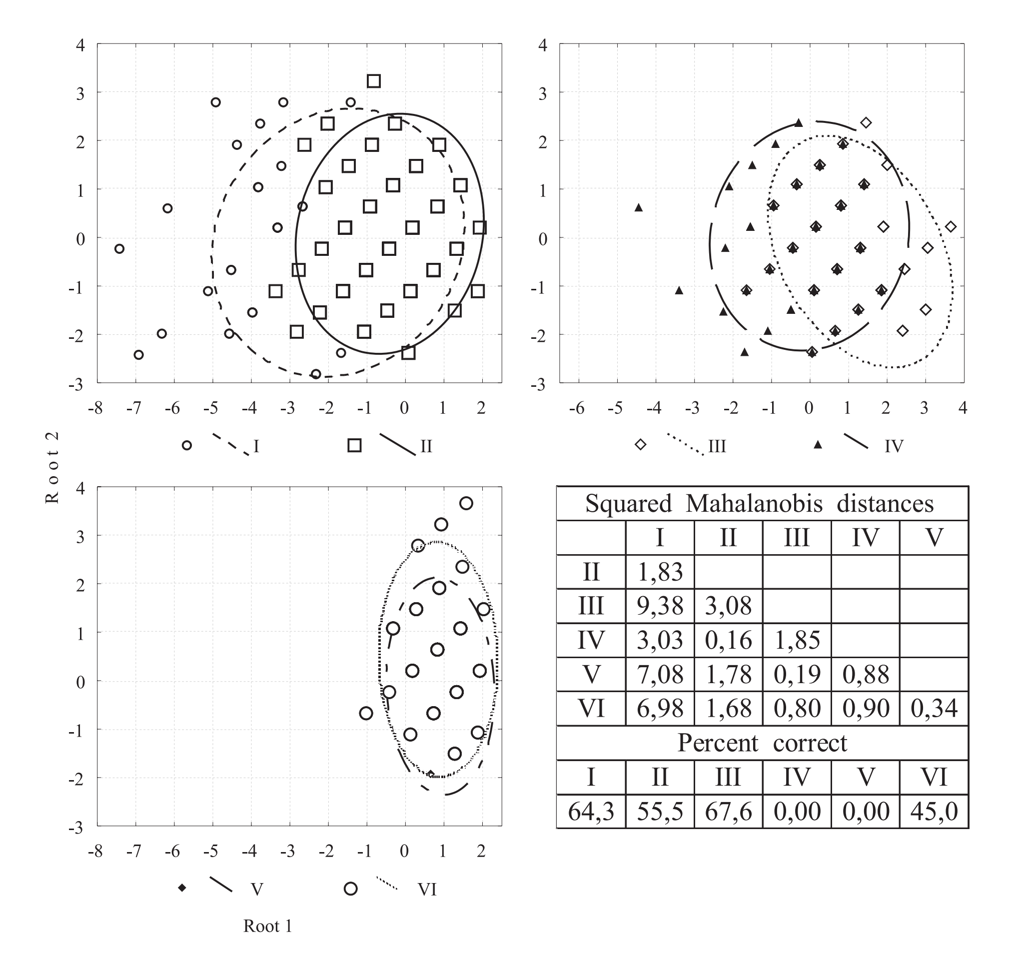


Рис. 8. Параметры раковины и результаты двухфакторного дисперсионного анализа.
Fig. 8. The shell parameters and the results of two-way ANOVA.



Squared Mahalanobis distances					
	I	II	III	IV	V
II	1,83				
III	9,38	3,08			
IV	3,03	0,16	1,85		
V	7,08	1,78	0,19	0,88	
VI	6,98	1,68	0,80	0,90	0,34
Percent correct					
I	II	III	IV	V	VI
64,3	55,5	67,6	0,00	0,00	45,0

Рис. 9. Результаты дискриминантного анализа по количеству ребер в 1 мм верхнего и предпоследнего оборотов раковины среди внутривидовых форм *Mentissa gracilicosta* по градациям I—VI (градации I—VI см. на рис. 8).

Fig. 9. The results of discriminant analysis (the rib amount per 1 mm of the penultimate and the rib amount per 1 mm one of upper whorl) between intraspecific form I—VI of *Mentissa gracilicosta* (I—VI see on fig. 8).

Темно-коричневая, но ребристая раковина известна также среди особей *M. gracilicosta* на яйлах и склонах Чатырдага и Демерджи (и даже почти черная с голубоватым оттенком на верхнем плато Чатырдага), расположенных в горах Крыма выше, чем основная территория распространения данного вида. Темно-коричневая раковина оказывается не горным меланизмом, а устойчивым признаком отдельных популяций *M. gracilicosta*. Особи на Чатырдаге и Демерджи обнаруживают как бы промежуточные черты раковины между *M. gracilicosta* и *M. velutina* (наличие ребер приближает к первому виду, а окраска — ко второму) и могут быть остатком первичной интерградации между двумя этими видами (Байдашников, 1990 б).

Обсуждаемая выше изменчивость *M. gracilicosta* дополняется результатами еще одного дисперсионного анализа (рис. 8), предназначенными для ревизии описанных ранее подвидов (Байдашников, 1990 б). Их распространение отражено в градациях территориального фактора, хотя полностью разорванное распространение одного подвида (Байдашников, 1990 б) разделено по градациям V и VI (рис. 8). Вариететы *M. gracilicosta,* описанные по качественным признакам раковины в XIX в. (Лихарев, 1962; Байдашников, 1990 а, б), касаются количества оборотов, высоты и формы раковины, изменяющихся под преимущественным влиянием биотопического фактора (рис. 8). Если придерживаться критерия под-

вида по его морфологическим и ареалогическим особенностям (т. е. как для разных видов, кроме наличия репродуктивной изоляции), то подвидовая дифференциация должна опираться на параметры, изменяющиеся под преимущественным влиянием не биотопического, а территориального фактора. Здесь следует учитывать связь приуроченности к скальным субстратам и биотопам с более изменчивым количеством оборотов, формой и размером раковины у петробионта *M. gracilicosta* (рис. 3), чем у петроксена *M. canalifera* (рис. 4). Поэтому подвиды *M. gracilicosta* в градациях I—VI (рис. 8) необходимо дифференцировать по скульптуре и окраске поверхности раковины, более изменчивой под влиянием территориального фактора. Сочетание отличий по скульптуре и окраске поверхности раковины не вызывало бы сомнений в подвидовом ранге. Однако особи *M. gracilicosta* I—VI градаций недостаточно отличаются для подвидов по количеству ребер в 1 мм (рис. 9), выражающему скульптуру поверхности раковины биометрическим путем. Подобный анализ количества ребер в 1 мм показывает, что между *M. gracilicosta* и *M. canalifera* существует большее расстояние Махаланобиса (11,6—31,2) и вероятность правильной классификации (до 77—98%), чем между I—VI градациями лишь *M. gracilicosta* (рис. 9). Особенности особей IV градации (Чатырдаг и Демерджи) дополняет темная окраска раковины (см. выше), но она не сочетается ни с какими отличиями по количеству ребер в 1 мм (рис. 9). Следовательно, изменчивость *M. gracilicosta* не имеет достаточного подвидового уровня, а описанные ранее подвиды (Байдашников, 1990 б) не следует рассматривать в этом ранге.

Андриенко Т. Л., Блюм О. Б., Вассер С. П. и др. Природа Украинской ССР. Растительный мир. — Киев : Наук. думка, 1985. — 208 с.

Бабиченко В. Н., Барабаш М. Б., Логинов К. Т. и др. Природа Украинской ССР. Климат. — Киев : Наук. думка, 1984. — 232 с.

Байдашников А. А. Обзор моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1990 а. — **69,** № 1. — С. 21—31.

Байдашников А. А. О внутривидовых формах моллюсков рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) // Зоол. журн. — 1990 б. — **69**, № 8. — С. 19—31.

Байдашников А. А. Морфологическая связь замыкательного аппарата с формой раковины Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии. — 2003 а. — **37,** № 1. — С. 61—78.

Байдашников А. А. Морфологические предпосылки стенобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии. — 2003 б. — **37**, № 6. — С. 49—63.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae). — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 318 с. — (Фауна СССР; Моллюски; Т. 3, вып. 4).

Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) —. Л. : Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР; Т. 3, Моллюски; вып. 3).

Увалиева К. К. Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий — Алма-Ата : Наука, 1990. — 224 с.

Egorov R. V. Clausiliidae (Clausiliinae, Baleinae) // Treasure of russian shells. — Moscow : Colus Doverie LTD, 2002. — Vol. 5 (2). — 78 p.

Grossu A. V. Gastropoda Romaniae. Ordo Stylommatophora. 3. Clausiliacea, Achatinacea. — Bucureєti, 1981. — 269 p.

Kemperman Th. C. M. Systematics and evolutionary history of the Albinaria species from the Ionian islands of Kephallinia and Ithaka (Gastopoda Pulmonata: Clausiliidae). — Leiden, 1992. — 251 S.

Klemm W. Clausilia dubia Draparnaud und ihre Formen in Osterreich // Arch. Molluskenk. — 1960. — **89**, N 1. — S. 81—109.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, VIII. Dinarische Clausiliidae, II: Das Genus Medora // Arch. Molluskenk. — 1970. — **100** (1—2). — S. 23—75.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XVIII. Neue Taxa rezenter Clausilien // Arch. Molluskenk. — 1977. — **108** (1—3). — S. 73—107.

Nordsieck H. Türkische Clausiliidae, I: Neue Arttaxa des Genus Albinaria Vest in Süd-Anatolien (Gastropoda: Stylommatophora) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. — 1993. — N 499. — S. 1—31.

Szybiak K. Zmienność świdrzyka leśnogo Macrogastra plicatula (Draparnaud, 1801) (Clausiliidae, Gastropoda). — Poznan : Wyd-wo UAM, 1997. — N 24. — S. 1—61.